Chinese Agron. J. 5 : 25-34 (1995)
Chinese Society of Agronomy © 1995

利用Weibull函數分析溫度對大豆種子發芽之效應

黃昭興[1] 楊純明[2]

[1]臺灣省政府糧食局第五科
[2]臺灣省農業試驗所農藝系

摘要： 本文試驗以大豆品種高雄選十號(Glycine max L. cv. Kaohsiung sel. 10)為試材，在控制環境下探討5～30℃溫度範圍內之大豆種子發芽行為，並試以 Weibull 函數分析溫度對大豆種子發芽之效應及解釋熱位時間(thermal time)與累積發芽百分比之關係。根據試驗結果，大豆種子在10～30℃之間均能正常發芽，累積發芽百分比都高達90%以上。升高溫度可以縮短大豆種子發芽之遲滯期，至30℃時遲滯期反而延長，惟此一溫度之發芽速率最大。結果亦顯示，Weibull函數可準確的描述大豆種子族群在不同溫度下隨著時間進展的發芽表現，所賴以建立之大豆種子族群累積發芽百分比模式可據以說明溫度變化對大豆發芽的影響。同時，利用此模式可以很方便的估算出大豆種子在不同溫度環境欲達某特定發芽百分比所需之時間，亦可藉以輔助Garcia-Huidobro (1982)之種子發芽所需最低溫估算式，而提高其估算值之準確性，並簡化其計算流程。本試驗因此估算出大豆種子發芽所需之最低溫度介於5～5.5℃，且熱位時間與累積發芽百分比之間亦呈現Weibull函數關係。

關鍵語： Weibull函數、溫度、大豆、發芽模式、發芽最低溫度。

Use of Weibull function to quantify temperature effect on soybean germination

Chao-Hsing Huang[1] and Chwen-Ming Yang[2]

[1]The fifth Division, Food Bureau, Taiwan Provincial Government, Taipei, Taiwan, Republic of China.
[2]Department of Agronomy, Taiwan Agricultural Research Institute, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan, Republic of China.

Abstract. Experiments were conducted in the controlled environment to study the effect of temperature in the range of 5-30°C on the germination behavior of soybean (Glycine max L. cv. Kaohsiung sel. 10). Weibull function was used to analyze temperature effect on soybean germination and to modeling the relationship between thermal time and cumulative germination. Results indicated that seeds of soybean germinated in a normal way from 10 to 30°C with a cumulative germination percentage above 90%. The lag phase in soybean was shortened by elevating temperature up to 25°C, but was prolonged at 30°C. The germination rate was increased with increasing temperature and reached the peak at 30°C. It appeared that Weibull function can adequately depict the germination process with time at different incubation temperatures. The established model using Weibull function clearly delineated temperature effect on cumulative germination and can be used to calculate the time period required for a certain germination percentage at different temperatures. With this model, the threshold temperature for seed germination in soybean can also be estimated correctly and can be adopted in improving the model of Garcia-Huidobro et al. (1982). As estimated, the threshold temperature was between 5 and 5.5°C, which was closed to the measured value of 6°C. Results demonstrated that the relationship between thermal time and cumulative germination was also a Weibull function.

Key words: Weibull function, Temperature, Soybean, Germination model, The lowest germination temperature.

前　言

一批種子典型的發芽過程，大致可分為三階段：第一階段為遲滯期(lag phase)，即種子從開始吸水至第一粒種子發芽所需經過的時間。第二階段為線性期(linear phase), 此階段發芽數是以幾近直線的速率快速增加。第三階段為高平期(level phase), 即發芽數已達極限，不因時間的進展而增加。然而，遲滯期的長短、發芽速率的快慢、以及最大發芽數均受溫度影響而改變。欲將種子的發芽過程數量化，以分析溫度對種子發芽之影響，實際上並非易事。為了將種子的發芽過程數量化，以描述一批種子的發芽表現，部分學者曾利用已知的分佈函數說明種子發芽的過程。例如常態分佈(Normal distribution) (Janssen 1973)、伽瑪分佈(Gamma distribution) (Thornley 1977)、Wiebull分佈(Bonner and Dell 1976，Brown 1987)、Logistic 函數(Schimpf et al . 1977)。其中Wiebull分佈被認為較其它方法合適(Bahler et al. 1989，Brown and Mayer 1988)，且模式中的各常數亦具有生物上的義意，在許多植物種子上已被證明可利用此分佈說明一種子族群在恆溫下之發芽過程(Brown 1987，Rink et al. 1979，Bahler et al. 1989，Dumur et al. 1990)。

Hegarty (1973) 指出胡蘿蔔種子在8至24℃ 間之恒溫下發芽，其50%種子發芽速率(種子發芽數達到最終發芽數之半所需時間之倒數)與溫度間具有線性關係。然Garcia-Huidobro et al.(1982)認爲根據達到不同發芽百分比(G)之發芽速率(1/t(G))與溫度所求得之種子發芽所需最低溫度，其間有明顯的差異。據此更提出了不同發芽百分比(G，如10%，20%，...，90%)下，溫度與種子發芽速率之關係式

$$1/t(G) = [\, T - Tb(G) \,] / \theta(G) \qquad (1)$$

此公式可再轉換爲簡單的迴歸式

$$T = Tb(G) + \theta(G) \times 1/t(G) \qquad (2)$$

其中t(G)爲發芽百分比達G時之時間，T爲溫度(℃)，Tb(G)爲種子族群中所指定之(G)子集種子發芽所需之最低溫度(該溫度下1/t(G)等於0)，θ (G)爲熱位時間(溫度在Tb(G)以上，達到G發芽百分比所需之 ℃-d 值，此關係須在溫度低於最適溫度下才存在)。利用此關係式可估算種子發芽所需之最低溫，同時可將不同溫度所得之資料合併成熱位時間對累積發芽百分比之單一曲線。

但是，Garcia-Huidobro et al. (1982) 之1/t(G)值，係在不同溫度下以內插法求得達不同累積發芽百分比(G)所需之時間(t(G))的倒數，再將1/t(G)與溫度(T)進行迴歸分析求得不同的Tb(G)值。Covell et al.(1986) 則再以最小殘差變方法(the smallest residue variance)，求出其共同之Tb值，其間之計算較爲繁複，且從經驗可知，達到極高及極低的種子發芽百分比(如10及90%)之發芽速率變異非常大。因此，將所有1/t(G)值併入，所估得之最低發芽溫度，其可靠度值得商榷。Dumur et al.(1990)利用 Weibull 函數估算蠶豆(faba bean)種子發芽所需之最低溫及熱位時間，雖然有效的簡化其間的計算過程，但其最低溫卻按不同的發芽百分比(G)計算而得到不同的值。由於種子能否發芽似與發芽百分比無直接之關聯，不該因發芽百分比之不同而有不同之最低發芽溫度，故此問題仍待進一步研究。

對於利用公式(1)所估算之熱位時間(θ)與累積發芽百分比(G)之關係，Garcia-Huidobro et al. (1982)從珍珠粟(pearl millet)的試驗結果認爲溫度在最適溫度以下時，θ 與G之間爲線性關係。Covell et al. (1986)則認爲在大豆上，累積發芽百分比(G)是熱位時間(θ)的累積常態分佈函數。其間之差異係因材料的不同，抑或因對種子發芽行爲之假設不同所造成。

因此，本文研究之目的除了要究明溫度對大豆種子發芽行爲之效應，亦將探討 Weibull 函數分析大豆種子族群發芽行爲模式之適用性，並藉此一模式估算大豆種子發芽所需之最低溫度及熱位時間。同時驗證在不同發芽百分比下所得之最低溫度，比較其最接近實測值者，由此決定出預估發芽所需最低溫度可信度最高之發芽百分比。最後，試予探討以Weibull函

數說明累積發芽百分比(G)與熱位時間(θ)之關係，並與其他學者所提出之函數做比較。

材料與方法

一、種子發芽試驗

本試驗以1993年秋作收穫之大豆品種高雄選十號種子爲供試材料，溫度處理包括5、6、7、10、15、20、25、及30℃ 等8種恒溫。發芽試驗係在上下各置一張Whatman #1濾紙的培養皿(直徑9.0 cm)內放25粒種子，加入純水(Ultrapure Water System，Barnstead/Thermolyne Inc.，Iowa，USA) 8 ml後以鋁箔紙包裹，置於各溫度之發芽箱內培養，每一處理4重覆。種子於試驗前先以1.5%過氯酸鈉(sodium hypochlorite)消毒30s，再以純水潤洗三次。種子自處理後9h即予第一次發芽數調查，自第12h起每隔12h調查一次，直至處理後1週(168 h)。惟5、6、及 7℃ 三處理持續調查至第12天止。種子發芽係以胚根伸出種皮1 mm以上者爲認定標準。

二、模式理論及分析

本試驗所使用的種子發芽分析模式爲Weibull函數，

$$F(t)= M\{ 1-\exp(- [(t-a)b]^{c}) \}$$

其中 $M <= 100$，$0 < a < t$，$0 < b < 1$，$0 < c$

F(t) = 處理 t 時間後之累積發芽百分比，

M = 最終發芽百分比(圖1d)，

a = 遲滯期(第一顆種子發芽所需的時間)(圖1a)，

b = 發芽速率(圖1b)，

c = 種子發芽率增加的型式(圖1c)；當c值介於3.25至3.61之間，其分佈型式接近常態分佈；若值較小則分佈呈正偏歪(Positive skew)，反之則呈負偏歪(Negative skew) (Dubey，1967)。

模式中各參數(M，a，b，c)之求得，係將試驗4重複之資料合併，利用SAS非線性程序(PROC NLIN，method DUD) (SAS Institute，1985)求得。

三、種子發芽所需最低溫度及累積熱位時間之估算

利用(二)所求得之累積發芽百分比曲線，估算發芽百分比達最終發芽百分比之10、20、…、或90%等各發芽層(G)所需之時間t(G)。例如，最終發芽百分比爲80%時，則達50%發芽百分比所需的時間爲累積發芽數達實際種子數之40%所需之時間。將此時間之倒數(發芽速率，1/t (G))對溫度做圖，發芽速率最高時之溫度視爲種子發芽之最適溫度。就各發芽百分

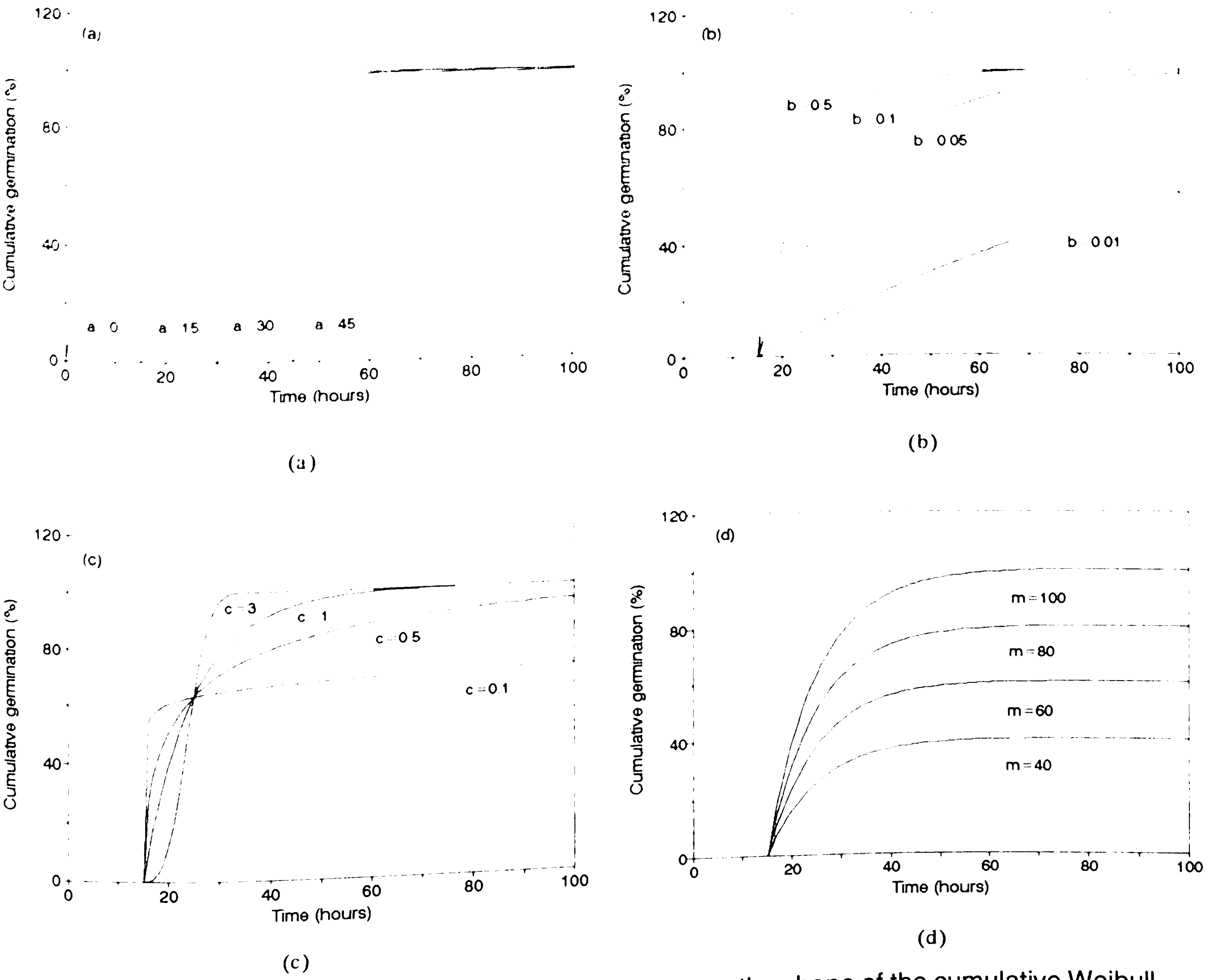

Fig. 1a. Changes of the values of the Weibull parameter a on the shape of the cumulative Weibull distribution ($Y=M(1-\exp\{-[(t-a)b]^c\})$). Except as otherwise indicated on the figure, a= 15, b= 0.1, c= 1 and M= 100.

b. Changes of the values of the Weibull parameters b on the shape of the cumulative Weibull distribution ($Y=M(1-\exp\{-[(t-a)b]^c\})$). Except as otherwise indicated on the figure, a= 15, b= 0.1, c=1 and M= 100.

c. Changes of the values of the Weibull parameters c on the shape of the cumulative Weibull distribution ($Y=M(1-\exp\{-[(t-a)b]^c\})$). Except as otherwise indicated on the figure, a= 15, b= 0.1, c=1 and M= 100.

d. Changes of the values of the Weibull parameters d on the shape of the cumulative Weibull distribution ($Y=M(1-\exp\{-[(t-a)b]^c\})$). Except as otherwise indicated on the figure, a= 15, b= 0.1, c=1 and M= 100.

比最適溫度以下之溫度，利用前述公式(2)對發芽速率做迴歸，估算發芽速率等於0時之溫度迴歸式之截距)，即爲種子發芽所需最低溫度(Tb)之估算值，而迴歸係數表相對所需之熱位時間(θ)。

四、以不同函數評估累積發芽百分比(G)與熱位時間(θ)之關係

分別利用下列三個函數，比較何者較能說明累積發芽百分比(G)與熱位時間(θ)估算値間之關係。

1.直線關係函數(linear function， Garcia-Huidobro et al.，1982)：

$$G= a+ b\theta$$

利用 SAS 線性模式程序(PROC GLM)計算 a，b，及R-square値。

2.累積常態分佈函數(cumulative normal distribution，Covell et al.，1986)：

$$Probit(G)= a + \theta / b$$

將G値經標準常態分佈之機率値(Probit(G))轉換後，再利用SAS PROC GLM計算a，b，及R-square値。

3.Weibull函數：

$$G= 100\{ 1 - exp[- ((\theta-a)b)^{c}] \}$$

利用SAS非線性模式(PROC NLIN)計算 a，b，及R-square値。

結果與討論

一、累積發芽百分比曲線模式之建立

大豆種子在5℃下，經288 h(12天)仍未出現發芽跡象(表1)，但種子能夠正常的吸水膨脹。若溫度升至6及7℃時，發芽百分比至216 h(9天)可分別達3及5%。本試驗所採用之其他溫度(10-30℃)，則均能正常發芽，在處理至168 h(7天)之前累積發芽百分比即達90%(表2)。利用Weibull 函數所建立的大豆種子累積發芽百分比曲線模式，在不同恒溫處理下(即10-30℃範圍)各參數變化情形如表2。種子在遲滯期(a)時，進行兩個程序，前半段爲物理性的吸水過程，後半段屬化學性的萌前反應(Lieu 1988)。表2可知，在10至25℃之間遲滯期隨溫度的增加而縮短，從11.87 h減少至6.8 h，顯示溫度的上升有助種子的吸水及萌前的化學反應。但

Table 1. The cumulative germination of soybean Kaohsiung sel.10 under 10°C

Temperature °C	Period of incubation 168 hrs	216 hrs	288 hrs
	%		
5	0	0	0
6	0	2.7	5.7
7	0	5.3	34.7

Table 2. Temperature effects on the parameters of Weibull function

Temperature	M	a	b	c	R-square
C	%	h	1/h		
10	92.55	11.87	0.021	1.460	0.992
15	97.11	7.21	0.046	1.074	0.995
20	98.78	7.05	0.081	0.944	0.990
25	96.62	6.80	0.085	0.747	0.993
30	96.29	8.68	0.300	0.403	0.991

是，當溫度升至30℃時，遲滯期反而延長至 8.68 h，此現象可能是30℃的高溫對某些化學反應進行不利所致。至於5℃下種子能正常吸水而卻無法發芽，顯然此一溫度無法提供足夠的能量使這類化學反應完全進行，而使得種子停留在遲滯期。

發芽速率(b)亦隨溫度之增加而升高(表2)，由10℃的0.021增加至30℃的0.3，其中尤以25℃到30℃的變化最劇烈。另外，在本試驗的溫度範圍內，所有的累積發芽百分比分佈型態(c)均屬正偏歪分佈(c值均小於3.25)，且隨溫度增加偏歪程度愈大(c值漸小)，此說明了欲利用如常態分佈等之對稱分佈函數來描述大豆種子族群之發芽行爲並不適合。試驗亦顯示，10℃以上之最終發芽百分比(M)均超過90%，尤以20℃時達最高(98.78%)，溫度上升或下降均對最終發芽百分比不利。

綜合此模式測驗之結果繪於圖2，由知利用Weibull函數所建立之種子累積發芽百分比曲線模式可以描述大豆種子族群發芽之過程。且其所預測之結果與試驗資料十分接近，在試驗之各不同恒溫下(10-30℃)，試驗資料99%以上的變異均可用此模式解釋(表2)。顯然的，Weibull函數確實可用以建立大豆種子累積發芽百分比曲線模式。

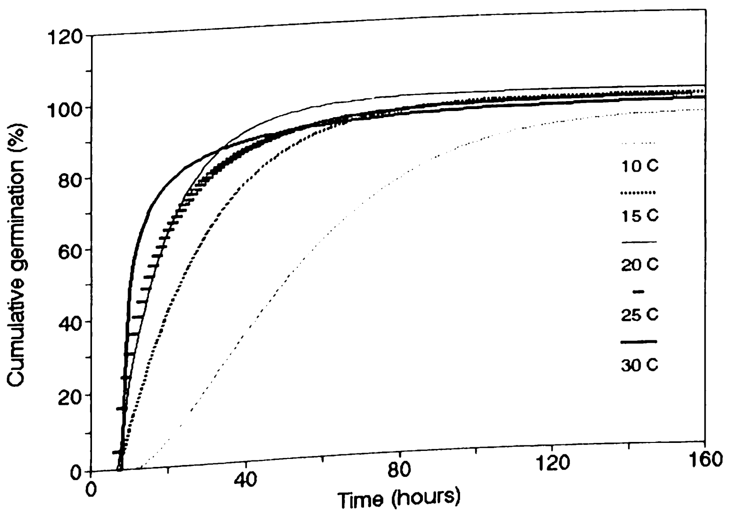

Fig. 2. The fitted curves from Weibull equations developed from the measured values of the cumulative germination set at five temperatures. Details of the parameters are included in Table 2.

二、大豆種子發芽所需最低溫度及熱位時間之估算

利用 Weibull 函數在各不同恒溫下所建立之發芽曲線模式，亦可以很容易計算出達到不同發芽百分比(G)所需之時間t(G)，再利用公式(2)可估算出種子發芽所需之最低溫度及熱位時間(如表3及圖3所示)。一如Dumur et al.(1990)及Garcia-Huidobro et al.(1982)在其他作物上所得之結果，以不同發芽百分比所估算得之發芽之最低溫及熱位時間並不一致(表3)。如表所列，發芽所需之最低溫度介於3.91-5.42℃之間，此結果與Covell et al. (1986)在大豆所預測的值(4℃)非常接近。而且該試驗在5℃下培養260 h，種子仍無法發芽，亦與本試驗之結果相同。綜此推測，大豆種子發芽所需之最低溫度應介於5到6℃之間。由表3可以看出，G從30到70%發芽百分比所預測之最低溫度值均在5℃以上， 且預測值較集中。而G=30%以下或G=70% 以上之發芽百分比所預測之結果較爲分散，且值都在5℃以下，此與Dumur

Table 3. Changes of parameters Tb and θ in equation 2, the linear regression between the rate of germination (1/t(G)) and temperature (T), for different values of the cumulative germination

G	Tb (std error)	θ(std error)	R-square
%	--- °C ---	-- °C–d --	
10	3.91 (1.45)	5.36 (0.65)	0.98
20	4.89 (0.74)	5.95 (0.40)	0.99
30	5.28 (0.34)	6.83 (0.22)	0.99
40	5.42 (0.08)	7.96 (0.06)	0.99
50	5.41 (0.10)	9.39 (0.09)	0.99
60	5.30 (0.24)	11.27 (0.25)	0.99
70	5.07 (0.35)	13.82 (0.46)	0.99
80	4.67 (0.46)	17.68 (0.73)	0.99
90	3.94 (0.58)	24.91 (1.23)	0.99

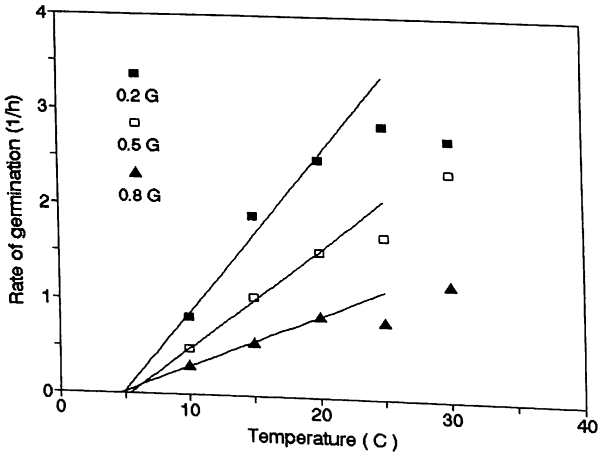

Fig. 3. Examples of the relations between the rate of germination (1/t(G)) and temperature (T) for different values of the cumulative germination (G). Details of the regressions are included in Table 3.

et al. (1990) 及Garcia-Huidobro et al. (1982)之研究結果相同。顯然的，以中等發芽百分比所預測之大豆種子發芽所需最低溫可信度較高。據此，Covell et al. (1986) 將所有發芽百分比所預測之最低溫度合併計算共同的最低溫度似不甚合理，若排除較極端的發芽百分比，再合併計算共同的最低溫度，應可提高其預測結果之準確性。

再由表3可看出，預測之累積熱位時間(θ (G))隨發芽百分比的升高而增加，G 從10%升高至90%時，θ 由5.36℃-d 增加至24.91℃-d (表3)。將此熱位時間之估值(θ)，再利用不同之方程式探討累積發芽百分比與熱位時間(θ)之關係。由表4顯示，以Weibull函數較以直線關係(如Garcia-Huidobro et al. 1982)及常態分佈(如Covell et al. 1986)更能說明 θ (G)與G的關係。將此預測結果與試驗資料比較(圖4)，發現預測結果與試驗資料有類似的趨勢，但預測值稍微偏高。此一現象可能係前述發芽所需最低溫度之估算偏低所造成。利用此累積發芽百分比與熱位時間之關係，可以不受溫度改變而改變Weibull函數之參數值，在應用上更為方便。

對於種子族群的發芽行為，已有許多學者提出不同的模式說明，本文研究驗證了利用Weibull函數確可準確的描述大豆種子族群隨時間進展的發芽變化，以及熱位時間對大豆發

Table 4. Comparison of different equations developed from the estimated £c

Source	Equation	R-square
Garcia-Huidobro et al.(1982)	$G = 0.047 + 0.039\theta$	0.86
Covell et al. (1986)	$probit(G) = -1.366 + \theta / 8.403$	0.87
Weibull	$G = 100(1-exp\{ -[(\theta-4.91) 0.137]^{0.775} \})$	0.99

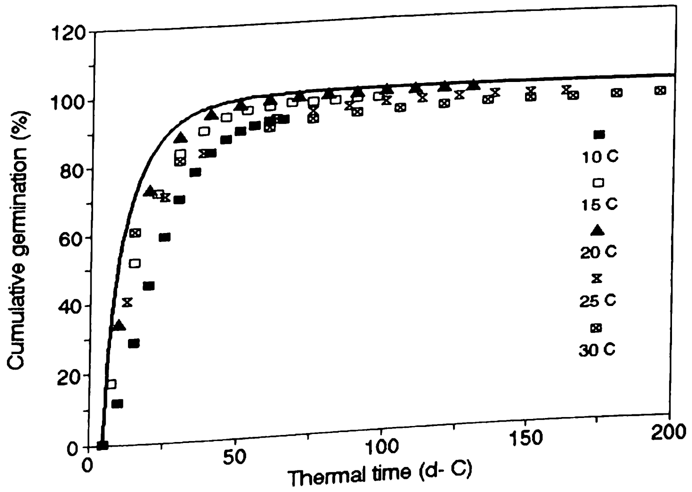

Fig.4. Comparison of the fitted curve developed from the estimated θ (solid line) with the measured values of the cumulative germination at five temperatures.

芽的影響。同時，亦證明利用Weibull函數所建立之模式很容易便可估算出大豆種子在不同溫度欲達任何發芽百分比所需之時間，而且以此方法輔助Garcia-Huidobro et al. (1982) 對種子發芽所需最低溫度之估算，可以有效的提高其準確性。本試驗利用此方法估算出大豆種子發芽所需之最低溫度為5-5.5℃，已十分接近實測值6℃。由於此值的低估，因而使相對估算出的累積熱位時間與試驗資料比較起來有偏高之趨勢。

引用文獻

Bahler, C., Hill, R.R. and Byers, R.A. (1989) Comparison of logistic and Weibull functions: the effect of temperature on cumulative germination of alfalfa. *Crop Sci.* 29:142-146.

Bonner, F.T. and Dell, T.R. (1976) The Wiebull function: A new method of comparing seed vigour. *J. Seed Technol.* 1:96-103.

Brown, R.F. (1987) Germination of Aristida armata under constant and alternating temperatures and its analysis with the cumulative Weibull distribution as a model. *Aust. J. Bot.* 35:581-591.

Brown, R.F. and Mayer, D.C. (1988) Representing cumulative germination. 2. The use of the Weibull function and other empirically derived curves. *Ibid.* 61:127-138.

Covell, S., Ellis, R.H., Roberts, E.H. and Summerfield, R.J. (1986) The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. I. A comparison of chickpea, lentil, soybean, and cowpea at constant temperature. *J. Exp. Bot.* 37:705-715.

Dubey, S.D. (1967) Normal and Weibull distributions. *Naval Res. Logist. Quart.* 14:69-79.

Dumur, D., Pilbeam, C.J. and Craigon, J. (1990) Use of the Weibull function to calculate cardinal temperatures in faba bean. *J. Exp. Bot.* 41:1423-1430.

Garcia-Huidobro, J., Monteith, J.L. and Souire, G.R. (1982) Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). I. Constant temperature. *J. Exp. Bot.* 33:288-296.

Hegarty, T.W. (1973) Temperature relations of germination. In Seed Ecology. (ed. by W. Heydecker). pp.411-432.

Butterworth, London. Janssen, J.G.M. (1973) A method of recording germination curves. *Ann. Bot.* 37:705-708.

Lieu, E.T. (1988) Physiology of Seed. p.76. Wuchou Pub., Taipei.

Rink, G., Dell, T.R., Switzer, G. and Bonner, F.T. (1979) Use of Weibull function to quantify sweetgum germination data. *Silvae Genet.* 28:9-12.

SAS/STAT User's Guide (1985) SAS Institute Inc., North Carolina. USA.

Schimpf, D.J., Flint, S.D. and Palmblad (1977) Representation of germination curves with the logistic function. *Ann. Bot.* 41:1357-1360.

Thornley, J.H.M. (1977) Germination of seeds and spores. *Ann. Bot.* 41:1363-1365.

收稿日期：83年7月6日，接受刊登日期：83年9月15日
編輯：宋濟民
通訊作者：楊純明（電話：04-3302301轉135，傳真：04-3302806）